Einzeln nicht im Buchhandel.

Ueberreicht vom Verfasser.

Walter Mosauer

Abdruck aus

Zoologische Jahrbücher

Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere

Begründet von J. W. Spengel

Herausgegeben von Prof. Dr. M. Hartmann in Berlin-Dahlem
und Prof. Dr. R. Hesse in Berlin

Band 52, Heft 2

Verlag von Gustav Fischer in Jena
1932

A dissertation submitted in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in the University of Michigan.

Zool. Jb. (Physiologie) Band 52 | Heft 2 | S. 179—388 Jena, 12. 12. 1932

Ann Arbor 1932

Neuere naturwissenschaftliche Veröffentlichungen

aus dem Verlag von Gustav Fischer in Jena

Die histologischen Grundlagen der Biologie. Von Prof. Dr. **Alex. Gurwitsch,** Institut für experimentelle Medizin in Leningrad. Mit 152 Abbildungen im Text. Zugleich 2. Auflage der „Morphologie und Biologie der Zelle". VI, 310 S. gr. 8° 1930 Rmk 18.—, geb. 19.50*

Die Konversion der Gene. Eine vererbungstheoretische Untersuchung. Von Dr. **Hans Winkler,** Professor der Botanik an der Hamburgischen Universität. Mit 6 Abbildungen im Text. V, 186 S. gr. 8° 1930 Rmk 10.—, geb. 11.50*

Die Stellung des Menschen im Rahmen der Wirbeltiere. Von **Othenio Abel,** o. ö. Professor der Paläontologie und Paläobiologie an der Universität Wien. Mit 276 Abbild. im Text und 1 Tabellenbeilage. XII, 398 S. gr. 8° 1931 Rmk 20.—, geb. 22.—

Leitfaden für histologische Untersuchungen an Wirbellosen und Wirbeltieren. Von Dr. **Hans Hoffmann,** ao. Professor f. Zoologie an der Universität Jena. Mit 206 Abbildungen im Text. VIII. 200 S. gr. 8° 1931 Rmk 12.—, geb. 13.50

Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Von Professor Dr. **Johannes Thiele,** Berlin. Vier Teile.

Erster Teil (= Seite 1—376): **Loricata.** / **Gastropoda. I: Prosobranchia** (Vorderkiemer). Mit 470 Abbildungen im Text. 1929 Rmk 24.—*

Zweiter Teil (= Seite 377—778): **Gastropoda. II: Opisthobranchia** (Hinterkiemer). **III: Pulmonata** (Lungenschnecken). Mit 313 Abbildungen im Text. 1931 Rmk 26.—

Paramecium. Das Pantoffeltierchen. Eine monographische Zusammenfassung der wichtigsten Kenntnisse. Von Dr. **Hans Kalmus,** Prag, zoologisches Institut der Deutschen Universität. Mit 71 Abbildungen im Text und 3 Tafeln. IV, 188 S. gr. 8° 1931 Rmk 10.—, geb. 11.50

Die körperliche Grundlage der Persönlichkeit. Von **Charles R. Stockard,** Prof. der Anatomie und Direktor des Anatom. Instituts und der Versuchsanstalt für experimentelle Morphologie an der Medizin. Fakultät der Cornell-Universität U. S. A. Ins Deutsche übertragen von Klaus D. Rosenkranz. Mit einem Geleitwort von Prof. Dr. Ludwig Aschoff, einem Titelbild und 73 Abbild. im Text. XII, 222 S. gr. 8° 1932 Rmk 12.—, geb. 13.50

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Vererbungslehre. Mit besonderer Berücksichtigung der Abstammungslehre und des Menschen. Von Dr. **Ludwig Plate,** Professor d. Zoologie und Direktor des Zoolog. Instituts u. des Phylet. Museums d. Universität Jena. Zweite Auflage.

Band I: **Mendelismus.** Mit 133 Abbildungen im Text. X, 554 S. gr. 8° 1932 Rmk 26.—, geb. 28.—

Band II befindet sich in Vorbereitung.

*Die mit * bezeichneten Preise ermäßigen sich auf Grund der 4. Notverordnung um 10%*

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Ortsbewegung der Schlangen.

Eine Kritik und Ergänzung der Arbeit Wiedemann's.

Von

Dr. med. et phil. **Walter Mosauer** (Wien).

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität von Michigan und dem Biologischen Institut der Universität von Kalifornien in Los Angeles.)

Mit 14 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

A. Einleitung 191
B. Anatomie und Mechanik des Bewegungsapparates 192
1. Die Mechanik der Wirbelsäule 192
2. Das Wirbelrippengelenk 194
3. Die Muskulatur 196
C. Lokomotion 198
1. Die horizontale Wellenbewegung (Schlängeln) 199
2. Das Seitenwinden oder die rollende Ortsbewegung 205
3. Die Raupenbewegung 207
4. Der „Regenwurmtypus“ (Wiedemann) 208
5. Vergleich der mechanischen Vorteile der verschiedenen Bewegungsarten 209
D. Kritische Bemerkungen 210
E. Zusammenfassung 211
Literatur 213

A. Einleitung.

Während der Jahre 1929—1931 arbeitete ich in Michigan an einer Dissertation, betitelt „The locomotion of snakes and its anatomical basis“, zur Erlangung des philosophischen Doktorates. Die Dissertation, welche im Mai 1931 beendigt und in 2 Kopien in der

Universität deponiert wurde, enthält die Resultate eingehender Untersuchungen über das Rumpfskelett und das gesamte Rumpfmuskelsystem von 51 Schlangengattungen. Die Anatomie und Mechanik der Rippenwirbelgelenke und der Wirbelsäule selbst wurden an frischen Präparaten und mit Zuhilfenahme von Röntgenschirm und Röntgenphotographien untersucht. Die Skelettmuskulatur wurde besonders eingehender Untersuchung gewürdigt — es ergab sich, daß die Angaben früherer Autoren erheblich geändert werden mußten, mehrere neue Muskeln wurden beschrieben, das interessanteste Ergebnis jedoch war, daß die Anordnung der Muskulatur zu wichtigen phylogenetischen Schlußfolgerungen berechtigte. Ein ausführlicher Bericht darüber wird in Kürze in einer amerikanischen Zeitschrift erscheinen. Zur Lebendbeobachtung wurden Vertreter fast aller nordamerikanischen Schlangengattungen verwendet, während meine jahrelange Erfahrung mit europäischen und nordafrikanischen Schlangen in Freiheit und Gefangenschaft eine wertvolle Grundlage bildete.

Leider erwies sich die Publikation der äußerst umfangreichen Arbeit als sehr schwierig. Eine Kopie wurde meinem Lehrer, Professor Julius Tandler in Wien, übergeben, aber seine Bemühungen um die Drucklegung hatten keinen Erfolg. Ich hoffe, eine gekürzte Fassung in Bälde in „The American Naturalist“ zu veröffentlichen. Jedoch sehe ich mich durch das Erscheinen von Wiedemann's vorzüglicher Arbeit veranlaßt, einen kleinen Teil meiner Ergebnisse auch in meiner Muttersprache zu veröffentlichen. Dies besonders, da Herr Wiedemann meine bisherigen Beiträge zum Thema anscheinend übersehen hat. Eine Untersuchung der konvergenten anatomischen und funktionellen Anpassungen bei Reptilien der Sahara und der kalifornischen Wüsten nimmt mich derzeit stark in Anspruch; daher muß ich mich kurz fassen.

B. Anatomie und Mechanik des Bewegungsapparates.

1. Die Mechanik der Wirbelsäule.

Schon frühzeitig wurde erkannt, daß die Bewegungsmöglichkeit zwischen den Wirbeln der Schlangen recht beschränkt ist. Obwohl ein vollkommenes Kugelgelenk die Zentra verbindet, wird doch die Wirbelsäule durch die flachen Gelenke der Zygapophysen, des Zygantrums und des Zygosphenes sehr versteift. Bewegungen sind nur in 2 Hauptebenen möglich: in der Frontalebene, resultierend

in Seitwärtsbiegung der Wirbelsäule, und in der Sagittalebene, in der Ventral- und Dorsalflexion ausgeführt werden. Außerdem können Bewegungen in beiden Ebenen kombiniert werden. Das erlaubt der Schlange die Mannigfaltigkeit graziöser Windungen, die uns ihre Wirbelsäule als außerordentlich beweglich erscheinen lassen. Jedoch ist keinerlei Rotation möglich; selbst die Bewegungen in den erwähnten Ebenen sind relativ beschränkt. Nur die große Zahl der Wirbel, die den kleinen Biegungswinkel zwischen 2 Gliedern der Kette vervielfacht, macht die Schlangenwirbelsäule zu dem bemerkenswertesten Beispiel für Beweglichkeit in diesem Organ.

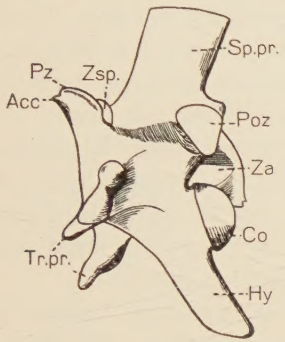

Fig. 1. Ein Wirbel von *Crotalus*, schräg von unten gesehen, um die Gelenkfläche für die Rippe zu zeigen. *Acc* Processus accessorius der Präzygapophyse. *Co* konvexer Gelenkkörper des Kugelgelenks. *Hy* Hypapophyse. *Poz* Postzygapophyse. *Pz* Präzygapophyse. *Sp.pr* Dornfortsatz. *Tr.pr* Querfortsatz. *Za* Zygantrum. *Zsp* Zygosphene.

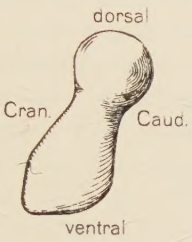

Fig. 2. Die Gelenkfläche des Wirbels für das Wirbelrippengelenk stärker vergr.

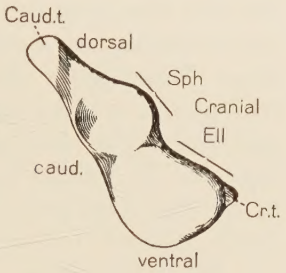

Fig. 3. Die konkave Gelenkfläche an der Rippe. *Caud. t* Tuberculum caudodorsale. *Cr. t* Tuberculum cranioventrale. *Sph* halbkreisförmige Gelenkpfanne. *Ell* elliptische, flache Gelenkfacette.

Wiedemann geht jedoch zu weit, wenn er der Wirbelsäule Beweglichkeit in der Sagittalebene fast ganz abspricht. Studien an frischen Gelenkpräparaten sowie Röntgenphotographien von frisch getöteten Schlangen zeigen das Gegenteil. Die Röntgenbilder wurden während maximaler passiver Flexion in Frontal- und Sagittalebene aufgenommen. Die Mitte der Körperlänge der Schlange wurde dazu gewählt, weil dort die typischsten Verhältnisse und die genauesten Messungen an den großen Wirbeln erwartet wurden. Dieser Teil wurde dann zwischen den 2 Händen gebogen, ohne jedoch Gewalt anzuwenden, bis deutlicher Widerstand gefühlt wurde. In dieser Stellung wurde die Röntgenaufnahme gemacht. Der Biegungswinkel

zwischen den Wirbeln wurde indirekt gemessen, indem 2 Wirbel ausgewählt wurden, die parallel und entgegengesetzt zueinander standen, d. h. an den Enden eines Halbkreises. Dann wurden die dazwischen liegenden Wirbelgelenke gezählt und 180° durch die erhaltene Zahl dividiert. Das ergab den Biegungswinkel zwischen 2 benachbarten Wirbeln unter möglichster Ausschaltung der sonst unvermeidlichen Irrtümer bei der Messung so kleiner Verhältnisse. Es ergab sich, daß bei einer Anzahl verschiedener Schlangengattungen eine Lateralflexion von etwa 25° möglich war, während die maximale Dorsalflexion zwischen 12° und 18° schwankte, und die Ventralflexion etwa 13° betrug. Daß Biegungswinkel von 12°—18° plus 13° aber eine recht beträchtliche Beweglichkeit darstellen, ist klar, so daß WIEDEMANN's Ausführungen hier einer Berichtigung bedürfen. Seine Nomenklatur der Gelenkfortsätze ist übrigens etwas irreführend, da er die Präzygapophysen, Postzygapophysen, Zygosphene und Zygantrum alle unter dem Sammelnamen Zygapophysen behandelt. Es scheint nicht ganz glaublich, daß so starke Biegungen in der Sagittalebene, wie sie z. B. eine sich bäumende *Naia* zeigt, durch seitliche Verlagerung vorgetäuscht werden könnten.

Die Wirbelsäule der Schlangen, als mechanisches Ganzes betrachtet, ist von bewundernswerter Vollkommenheit. Sie erlaubt fast unbeschränkte Bewegung in der Frontal- und Sagittalebene und vermeidet Kraftverlust bei der Produktion dieser Bewegungen durch die absolute Unmöglichkeit störender Rotation. Außerdem ist sie äußerst widerstandsfähig gegen Zug und Druck in der longitudinalen Achse. Diese Eigenschaft erleichtert die Übertragung der Kräfte in der Ortsbewegung von einem kleinen Stück der Körperlänge auf das Ganze. Im Gegensatz zur menschlichen Wirbelsäule, die infolge der Plastizität der Zwischenwirbelscheiben ihre Länge ändern kann, bleibt die Schlangenwirbelsäule, im Leben zumindest, immer gleich lang.

2. Das Wirbelrippengelenk.

Dieses Gelenk hat bei den Schlangen eine interessante Ausbildung erreicht, die wahrscheinlich bei der Ortsbewegung eine Rolle spielt. Die Gelenkfläche am Wirbel liegt am cranioventralen Teil des Zentrums, ziemlich weit seitwärts vorspringend. Sie besteht aus 2 Teilen, einem caudodorsalen, etwa halbkugeligen Teil, dem sich nach ventral und cranial eine etwa elliptische flache oder leicht konvexe Gelenksfläche anschließt. Die beiden Teile sind

durch einen schmalen Sattel verbunden, so daß der Umriß der ganzen Facette etwa hantelförmig ist. Die obere, halbkugelige Fläche springt weiter seitwärts vor als die untere, so daß die lange Achse des Ganzen von cranial, ventral und medial nach oben, hinten und außen verläuft. Die Gelenkfläche an der Rippe ist entsprechend kompliziert gebaut — hier finden wir eine halbkreisförmige Pfanne und einen elliptischen, flachen Teil.

Die Gelenkkapsel ist recht schwach, wird jedoch durch 2 schöne silberweiße Ligamente verstärkt, das Ligamentum vertebrocostale

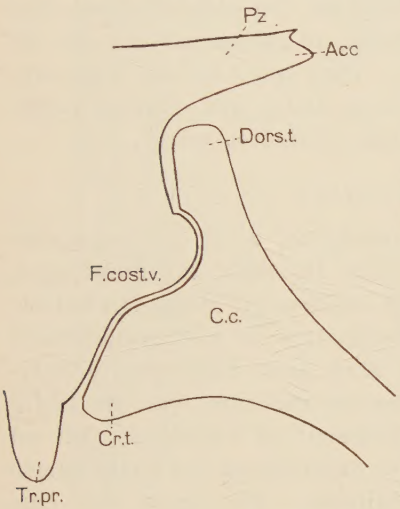

Fig. 4. Schnitt durch das Wirbelrippengelenk entlang der Längsachse. *Acc* Processus accessorius. *C. C* Rippenköpfchen. *Cr. t* Tuberculum cranioventrale der Rippe. *Dors. t* Tuberculum caudodorsale der Rippe. *F. cost. V* Facies costalis vertebrae. *Pz* Postzygapophyse. *Tr. pr* Querfortsatz.

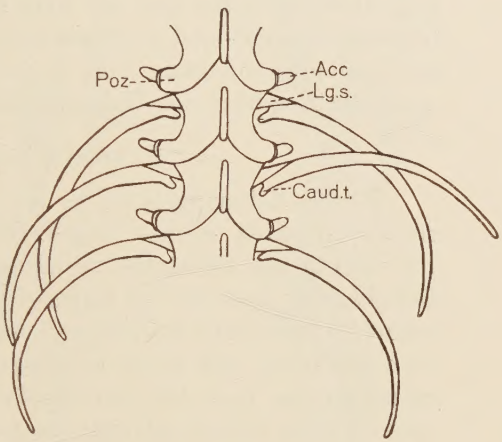

Fig. 5. Frisches Gelenkpräparat der Wirbelsäule und Rippen von *Crotalus*. Eine Rippe kreuzt in Cranialflexion die vorhergehende von oben, in Caudalflexion die folgende von unten. *Lg. s* Ligamentum vertebrocostale superius. Sonstige Bezeichnungen wie in den vorhergehenden Figuren.

superius und inferius. Diese setzen an den Enden der langen Gelenkachse am Wirbel an. Was die Mechanik dieses Gelenkes anbetrifft, so ist es vielfach als ein Kugelgelenk betrachtet worden. Aus der obigen Beschreibung geht jedoch hervor, daß die untere, flache Gelenkverbindung die Bewegungsmöglichkeit sehr einschränken muß. Tatsächlich ist die Vertebrocostalartikulation der Schlangen als ein Scharniergelenk zu betrachten, in der Bewegungen nur um die vorher beschriebene Achse ausgeführt werden können. Diese Auffassung als ein Scharniergelenk wird durch die Anordnung

der Ligamente bestätigt, die, an den Enden der Achse gelegen, als Ligamenta collateralia wirken und Bewegungen außerhalb der Hauptebene verhindern. An einem frischen Gelenkpräparat kann man auch tatsächlich feststellen, daß Bewegungen fast nur in einer Ebene möglich sind, die von oben und vorn nach hinten und unten abfällt, d. h. normal zu der Achse. Daher ist Cranialflexion einer Rippe zwangsläufig mit Dorsalflexion (Abduktion oder Spreizung) verbunden, Caudalflexion mit Ventralflexion (Adduktion oder Senkung). Zieht man im frischen Präparat mit mehreren Rippen eine davon nach vorn, so kreuzt sie die cranial nächste von oben (Cranial- und Dorsalflexion), zieht man sie nach hinten, so unterkreuzt sie die ihr folgende (Caudal- und Ventralflexion). Dies spielt bei der Mechanik der Schlangenbewegung eine bedeutende Rolle und erklärt vieles, das ohne Kenntnis der Gelenkmechanik mißdeutet würde.

3. Die Muskulatur.

Wegen Zeitmangels ist es mir unmöglich, auch nur einen geringen Bruchteil meiner Ergebnisse ins Deutsche zu übertragen. Ich möchte nur auf einige mechanisch interessante Dinge hinweisen. Die gesamte, auch die epaxonische, Muskulatur ist noch vollkommen scharf in Segmente zu sondern; nur sind diese Segmente so überlang geworden, daß kaum ein Untersucher imstande war, sie völlig zu separieren und das individuelle Segment zu verfolgen. Mir ist dies in allen Fällen gelungen, was die Anfertigung von Diagrammen des Sacrospinalissystems usw. ermöglichte. Es ergab sich eine Tendenz dieses Systems, Ketten zu bilden, indem ein Muskel von der Endsehne eines anderen Ursprung nimmt. Diese Tendenz ist bei den Riesenschlangen und Vipern deutlich, bei den Nattern jedoch zum höchsten Grade entwickelt. Bei *Masticophis* z. B. führt dies so weit, daß Ursprung und Ansatz eines Bündels, geformt aus den aneinandergeketteten M. longissimus und M. semispinalis, mehr als 30 Wirbel weit auseinanderliegen; dazwischen geht nur eine kurze Seitenverbindung ab, die den Zweck hat, die Muskeln in Position zu halten. Die Endsehne des M. semispinalis-spinalis allein ist 16 Wirbel lang. Der Zweck dieser kolossalen Verlängerung ist offenbar, eine gleichmäßige Biegung über größere Körperabschnitte zu ermöglichen. Diese Gleichmäßigkeit kann durch kurze Muskeln nicht so vollkommen erzeugt werden wie durch sehr lange Einzelbündel, die sich segmentweise wiederholen. Die kürzeren Segmente des Multifidus besorgen engere, lokale Krümmungen. Unklar ist

mir nur noch die Bedeutung eines schräg longitudinalen Muskels an der Ventralseite der Wirbelsäule, der sich vom Querfortsatz zur Hypapophyse streckt (M. transversohypapophyseus). Er fehlt den Boidae, ist eher schmächtig und nur im vorderen Drittel der Wirbelsäule vorhanden bei den meisten Colubriden, erstreckt sich jedoch

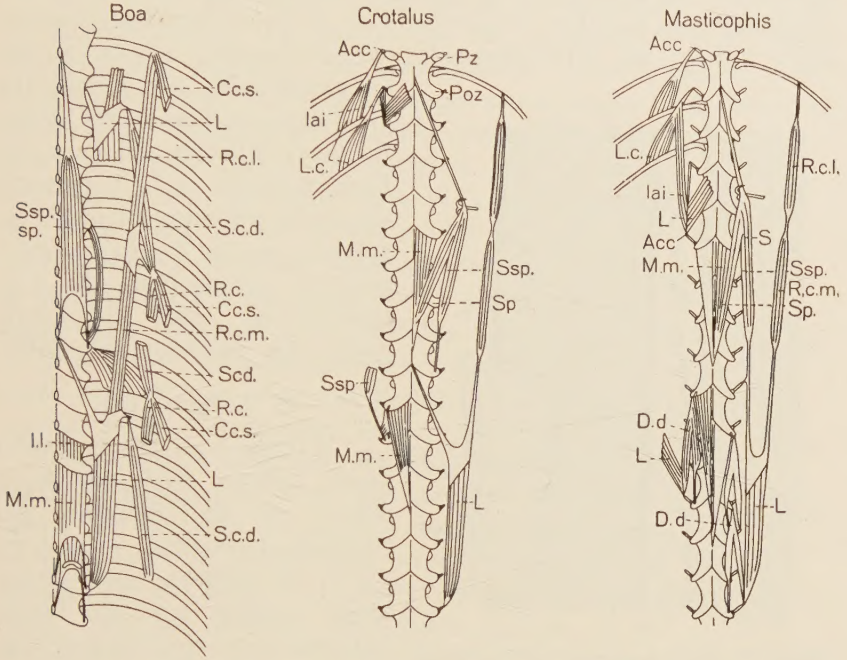

Fig. 6. Schematische Darstellung der dorsalen Muskulatur von *Boa constrictor*, *Crotalus horridus* und *Masticophis flagellum*. Die Muskelsegmente sind der Raumersparnis halber kürzer dargestellt als sie tatsächlich sind, besonders bei *Masticophis*. *Acc* Processus accessorius der Präzygapophyse. *Ccs* M. costocutanues superior. *Dd* M. digastricus dorsalis. *Iai* M. interarticularis inferior. *Ias* M. interarticularis superior. *Il* M. interlaminaris. *L* M. longissimus. *Lc* M. levator costae. *Mm* M. multifidus. *Poz* Postzygapophysis. *Pz* Präzygapophysis. *Rc* M. retractor costae biceps (= M. ileocostalis). *Rcl* sein lateraler Muskelbauch. *Rcm* sein medialer Bauch. *Scd* M. supracostalis dorsalis. *Sp* medialer Teil des M. semispinalis-spinalis. *Ssp. sp* M. semispinalis-spinalis. *Ssp* sein lateraler Teil.

über die ganze Wirbelsäule bei den Natricinae, während er bei den Elapinae und den Solenoglyphen mächtig entwickelt ist. Vielleicht spielt er beim Zuschlagen im Giftbiß eine Rolle, obwohl seine Entwicklung über die ganze Körperlänge dafür überflüssig erschiene.

Eine Eigentümlichkeit der epaxonischen Muskulatur ist auch die Tendenz, durch sehnige Raphen eine Vergrößerung der Ur-

sprungsflächen über die beschränkte Knochenarea hinaus zu schaffen. So entspringen viele Muskeln zum größten Teil von der Oberfläche anderer, von Faszien usw. Schließlich ist die Entwicklung von Faszien und intermuskularen Septa bemerkenswert, die mit den Wirbeln osteofaszielle Tunnels bilden, in denen die langen Muskeln verlaufen. So werden diese Muskeln bei der Kontraktion an der Abhebung vom Knochen verhindert und in ihrer Lage festgehalten; sonst würden sie natürlicherweise die Bestrebung zeigen, an der konkaven Seite der Krümmung die Sehne des Bogens zu bilden. In dieser Hinsicht erinnern die Faszientunnels an die Ligamenta vaginalia der menschlichen Finger oder an die Retinacula muscularum peroneorum, die Lig. transversum und cruciatum cruris des menschlichen Fußes.

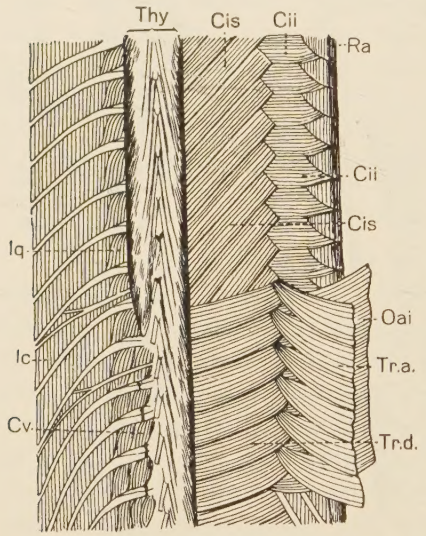

Fig. 7. Die Bauchdecke von *Crotalus* wurde durchschnitten und zurückgeschlagen, die Eingeweide und das Peritoneum entfernt. So sieht man die Muskulatur der Innenseite der Rippen und der Ventralseite der Wirbelsäule, sowie die zurückgeschlagenen Bauchmuskeln.

C. Lokomotion.

WIEDEMANN's Arbeit enthält einen äußerst wichtigen Fortschritt in der Kenntnis der Schlangenbewegung, insofern, als er die verschiedenen Grundtypen erkannt hat, die bisher zusammengeworfen wurden. Leider hat er seine Unterscheidung von Bewegungstypen und „Bewegungsprinzipien" nicht konsequent durchgeführt; auch geht er im Klassifizieren zu weit, indem er Wichtigem und Nebensächlichem denselben Rang zuerkennt. Ich werde darauf in der Besprechung seiner Zusammenfassung zurückkommen. Als Folgeerscheinung unterscheidet er zu viele Bewegungsarten; in Wirklichkeit gibt es bei terrestrischen Schlangen nur die folgenden vier Haupttypen:

1. Die horizontale Wellenbewegung, die Schlängelung sensu strictiori („lateral undulatory movement" meiner Dissertation).

2. Das Seitenwinden oder die rollende Ortsbewegung („sidewinding" der Amerikaner).

3. Die Raupen- oder Integumentbewegung („caterpillar movement“ meiner Dissertation).

4. „Der Regenwurmtyp“ (Wiedemann).

1. Die horizontale Wellenbewegung (Schlängeln).

Man kann die Betrachtung dieses gewöhnlichsten Typs der Schlangenbewegung am besten mit der Beobachtung einer Natter beginnen, die ungestört über natürliches Terrain gleitet, durch Gebüsch und Gras. Die Schlange hat ihren Körper in mehrere unregelmäßige, flache Kurven gelegt; ohne sichtbare Kraftanwendung gleitet sie vorwärts. Jeder Punkt ihrer Länge folgt getreulich dem Pfad, den der vorderste Teil des Halses vorgezeichnet hat. Es muß betont werden, daß die Gesamtlänge der Schlange in gleichmäßiger kontinuierlicher Bewegung ist. Obzwar diese Tatsache ganz auffällig ist, wurde sie doch von fast allen Beobachtern vernachlässigt. So fließt die Schlange über den Boden wie ein Wasserlauf im engen, gewundenen Bett.

Fig. 8.
Drei aufeinanderfolgende Phasen der horizontalen Wellenbewegung auf einer Glasplatte.

Ganz anders gestaltet sich das Bild, wenn die Schlange gezwungen wird, auf einer Glasplatte zu laufen, die keinerlei Widerstand bietet. Dann zeigt es sich, daß eine transversale Wellenbewegung am Körper der Schlange vom Kopfe schwanzwärts abläuft. (Es ist offenbar ein lapsus plumae, wenn Wiedemann von einer „longitudinalen Wellenbewegung“ spricht, die ja etwas Grundverschiedenes ist). Der Mangel des Widerstandes am Glas macht die Vorwärtsbewegung unmöglich, die sonst aus der Wellenbewegung resultiert; so kann die letztere in voller Klarheit beobachtet werden, während bei der ersten Beobachtung die Vorwärtsbewegung das auffälligste Phänomen war und der Eindruck der Wellenbewegung ganz verwischte. Prinzipiell jedoch, soweit die Aktion der Schlange selbst in Betracht kommt, sind die beiden Erscheinungsformen identisch: auch auf rauhem Grund ist es ein Fortschreiten der Welle, erzeugt durch Transversaloszillation der einzelnen Punkte des Körpers, das identisch ist mit der Wellenbewegung auf der Glasplatte, wenn man die Schlange allein betrachtet und das Substratum ignoriert oder die Schlange als ruhend und den Boden als bewegt betrachtet. Der auffälligste Unterschied besteht

darin, daß auf der Glasplatte die Windungen eine regelmäßige Sinuskurve darstellen, während sie auf natürlichem Terrain den Unebenheiten und Widerstandspunkten angepaßt werden.

Es ist klar, daß die horizontalen Wellen einen Fortbewegungseffekt eher durch Druck an festen Widerständen rechts und links von der Schlange hervorrufen als durch Einwirkung auf den Grund unter der Ventralseite der Schlange. Diese Tatsache ist nicht nur von allen früheren Autoren vernachlässigt, sondern auch von WIEDEMANN nicht entsprechend gewürdigt worden. Beobachtung lehrt, daß Schlangen, die sich durch Schlängelung fortbewegen, immer das Bestreben zeigen, mehrere Abschnitte ihres Körpers an seitliche Objekte anzupressen. Der Punkt, der dazu verwendet wird, liegt am Übergang von einer Biegung, konvex nach rechts, zu der folgenden, die nach links konvex ist, und umgekehrt, d. h. der Abschnitt in der Mitte zwischen zwei Kurvenscheiteln wird an ein schief nach rückwärts gelegenes Objekt angelegt.

Fig. 9. Dieselben Bewegungsphasen wie in Fig. 8, jedoch stehen der Schlange diesmal feste Stützpunkte zur Verfügung. Die drei Linien sollten sich zwischen A und P_2 völlig decken, jedoch konnte dies aus ersichtlichen Gründen nicht dargestellt werden.

Dabei kann unter natürlichen Verhältnissen keinerlei Rutschen beobachtet werden; wie vorher beschrieben, liegt jede Kurve einer bestimmten Unebenheit an und bleibt dort, bis sie sozusagen am Schwanzende den Körper verläßt, indem die Schlange gänzlich an dieser Unebenheit vorbeigeglitten ist. Die kleinsten Rauhigkeiten und Unebenheiten des Grundes genügen, um der Schlange hinreichenden Widerstand zu bieten. Dazu trägt die halbzylindrische Form des Körpers viel bei. Die bei vielen schnellen Schlangen entwickelte scharfe laterale Bauchkante, die durch einen Knick in den Ventralia geformt wird, ist hier von größter Bedeutung. Durch sie kann die Schlange kleinste Unebenheiten ausnützen, über die ein zylindrischer Körper hinwegrutschen würde, ohne Halt zu finden. Ich habe viele Hunderte von Schlangen in drei Erdteilen im Freien und in Gefangenschaft beobachtet, jedoch unter normalen Verhältnissen niemals das geringste „Verrutschen“ gesehen. Dasselbe wurde mir von ausgezeichneten Schlangenkennern bestätigt. Selbst auf feinstem Wüstensand be-

trägt das Verrutschen höchstens einen Bruchteil der Körperbreite und wird dann durch aufgehäufte Sandwälle aufgehalten. (Beobachtungen in der Sahara, 1928, und jetzt in der Colorado- und Mojavewüste.) Nur auf unnatürlich glattem Grund und bei Schlangen, die geängstigt und überhastig zu entfliehen suchen, ist ein solches Seitwärtsrutschen zu sehen, das Wiedemann als den Normalfall betrachtet. Seine Erklärung bezieht sich daher auf einen konstruierten oder abnormalen Sachverhalt, ist allerdings für diesen korrekt. Für den Normalfall aber, den er als „Abstoßen von festen Stützpunkten" abtut, müssen wir daher nach einer anderen Erklärung suchen.

Im Jahre 1930 konstruierte ich eine Versuchsanordnung, die die mechanischen Verhältnisse bei dieser Bewegung klar zeigen sollte. In einer 2 m langen und 1 m breiten Kiste wurde ein Miniaturwald von Holzstäben errichtet. Diese vertikalen Stäbe, 12 cm lang und 1 cm im Durchmesser, waren nicht am Boden befestigt, sondern von oben her aufgehangen. Dazu diente je ein elastischer Draht, der in der Verlängerung des Stabes lag und so als Feder diente, die in jeder Richtung gebogen werden konnte und gleichmäßigen Widerstand gegen Biegung in irgendeine Richtung bot. So würde jeder Stab in seine ursprüngliche Lage zurückkehren, sobald der Druck auf ihn aufhörte. Stab und Draht zusammen waren etwa 30 cm lang, der erstere endete wenige mm über dem Glasboden der Kiste. Schlangen, die in dieser Kiste freigelassen wurden, bewegten sich durch Anlegen an die unteren Enden dieser Stäbe fort. Die Verlagerung der letzteren war von größtem Interesse für die Erkenntnis der Kräfte, die bei der Schlängelung wirksam sind. Die Richtung der Verlagerung war immer annähernd normal zu der longitudinalen Achse des Körperabschnittes, der sich an den betreffenden Stab anpreßte. Wenn wir den einzelnen schiefen Abschnitt zwischen zwei Kurvenscheiteln betrachten, sehen wir, daß er durch die Transversaloszillation der einzelnen Körperabschnitte seitwärts verlagert wird: Der Druck, den er auf seitliche Objekte ausübt, ist daher transversal gerichtet. Die Reaktion des Widerstandspunktes jedoch gehorcht dem Gesetz, daß „wenn Reibung vernachlässigt wird, Reaktionen immer normal zur Oberfläche sind." Da man es in unserem Fall mit zwei aneinandergleitenden Körpern zu tun hat, ist die Reaktion des Widerstandspunktes an dem Schlangenkörper normal zur Seitenkontur des letzteren, und damit normal zur Längsachse.

Damit erklärt sich die Vorwärtsbewegung der Schlange als zusammengesetzt aus den Bewegungen der einzelnen pressenden Abschnitte. Jeder der letzteren wird vorwärts getrieben, wie es im Schema (Fig. 10) gezeigt wird. Der Abschnitt B wird durch Muskelarbeit nach links bewegt (Kraft R). Die Reaktion des Widerstandes P ist nach rechts und vorwärts gerichtet (S), jener Komponente von R entgegengesetzt, die normal zur Kontur der Schlange und damit zur Längsachse ist. Der Einfachheit halber ist die letztere als Gerade dargestellt, während sie in Wirklichkeit einen Teil der Sinuskurve bildet. Der Abschnitt B bewegt sich durch die Resultante von R und S, die Kraft F, die parallel der Längsachse wirkt, daher in der Richtung, in der die Bewegung tatsächlich stattfindet.

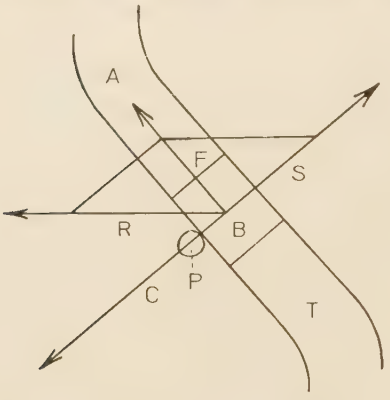

Fig. 10. Schema der Kräftewirkung bei der horizontalen Wellenbewegung. Der Abschnitt, dessen Längsachse AT und dessen Mittelpunkt B ist, wurde der Einfachheit halber gerade dargestellt, während er tatsächlich ein Teil der Sinuskurve ist. R ist die Kraft, mit der B nach links gedrückt wird; S ist die Reaktion des Stützpunktes P und F ist die Resultante der beiden, die die Fortbewegung entlang der Längsachse hervorbringt.

Offensichtlich hängt die Größe von F, ceteris paribus, von jenem nach vorn offenen Winkel ab, den der pressende Abschnitt mit der Richtung der Bewegung der Schlange als Ganzes einschließt. Ist dieser Winkel groß, d. h. ist die Schlange stark gekrümmt, dann wird das Kräfteparallelogramm nahezu rechteckig und die Kraft F relativ groß. Wenn aber die Krümmung der Schlange nur flach ist, so daß der Winkel nur klein ist, dann wird auch F, die kürzere Diagonale des Kräfteparallelogramms, sehr klein. Diese Tatsachen stimmen mit den Beobachtungen gut überein.

Wenn eine Schlange sich langsam und gemütlich bewegt, sind die Kurven nicht sehr auffällig. Ebenso, unter günstigen physikalischen Bedingungen in schneller Bewegung, können die Kurven sehr flach, kaum bemerkbar sein, z. B. wenn die Schlange bergab läuft oder schon beträchtliche Geschwindigkeit erreicht hat und sozusagen durch den eigenen Schwung vorwärts getrieben wird. Andererseits wird die Krümmung verstärkt, sobald die Schlange Schwierigkeiten zu besiegen hat, z. B. bergauf oder beim Start zum schnellen Lauf

zur Besiegung der Trägheit. Auch wenn die Schlange nur einen festen Widerstandspunkt zur Verfügung hat, krümmt sie den Abschnitt, der an den Widerstand angelegt hat, besonders stark (siehe WIEDEMANN's fig. 10). Bis jetzt haben wir nur die Tätigkeit von einzelnen, isolierten Abschnitten des Schlangenkörpers betrachtet, und zwar von jenen Abschnitten, die die Schlange tatsächlich beim Anpressen an einzelne feste Objekte benutzt. Offensichtlich erreichen an diesen Punkten die mechanischen Bedingungen für den vorwärts treibenden Effekt ihr Optimum. Unter natürlichen Bedingungen jedoch, wenn das Terrain viele, wenn auch unauffällige Punkte seitlichen Widerstandes bietet, ist die ganze Länge der Schlange

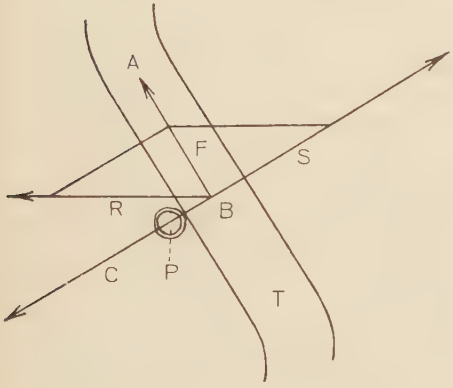

Fig. 11. Dasselbe wie in Fig. 10, nur sind die Krümmungen der Schlange flacher. Das Resultat ist eine Verminderung der vorwärts treibenden Kraft *F*.

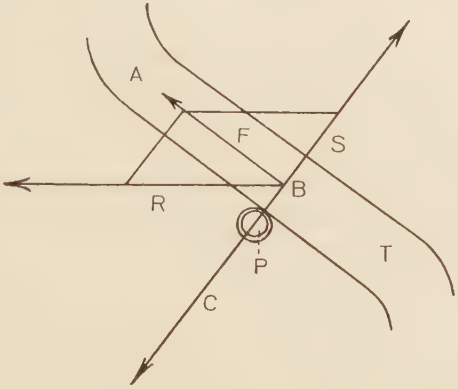

Fig. 12. Dasselbe wie in Fig. 10, jedoch sind die Krümmungen der Schlange ausgeprägter. Die vorwärts treibende Resultante *F* wird vergrößert.

tätig. Die Größe der erzeugten Kräfte nimmt von dem Punkt zwischen zwei Kurvenscheiteln allmählich gegen die letzteren hin ab; an den Scheiteln sind die Kräfte gleich Null. Alle diese kleineren Kräfte wirken im Verein mit den Hauptkräften. All dies kann man aus der Spur sehen, die das Schlängeln auf feinem Sande hinterläßt. Die Sandwälle, die durch das Pressen der Windungen angehäuft werden, haben ihre höchsten Punkte immer in der Mitte der Strecke zwischen zwei Kurvenscheiteln. Gegen die letzteren zu nehmen sie an Höhe ab und an den Scheiteln selbst ist gewöhnlich gar kein Sand angehäuft, ja vielfach ist die Spur dort überhaupt unterbrochen. Warum, soll bald gezeigt werden. Die Verschiedenheit der Kräfte erklärt sich aus dem Parallelogramm; der Winkel

zwischen Längsachse und Bewegungsrichtung ist am größten in der Mitte zwischen zwei Scheiteln, an diesen selbst ist er gleich Null. Wenn man eine Schlange während der undulierenden Bewegung sorgfältig beobachtet, kann man zwei Eigentümlichkeiten deutlich wahrnehmen. Erstens werden bei schnellem Schlängeln auf glattem Boden die Kurvenscheitel deutlich vom Boden gehoben, zweitens erscheinen die einzelnen Kurven des Körpers leicht gegeneinander rotiert. Das Anheben der Scheitel kommt dadurch zustande, daß einige der stärksten Flexoren der Wirbelsäule, Teile der Sacrospinalisgruppe, nicht rein lateral, sondern dorsolateral zur Wirbelsäule gelegen sind. Ihre Kontraktion resultiert daher nicht nur in Lateralflexion, sondern auch in leichter Dorsalflexion, die in der Kurvenhebung ihren Ausdruck findet.

Die zweite Erscheinung kann besonders leicht an Schlangen mit mehreren Längsstreifen, wie z. B. den nordamerikanischen *Thamnophis*, beobachtet werden. An diesen erscheinen die Streifen während der Bewegung merkwürdig verdreht — an den Außenseiten der Kurven sind die Seitenstreifen deutlich von oben sichtbar, während sie an der Konkavität der Bogen ganz verschwinden. Eine Analyse dieser Erscheinung (durch Röntgenaufnahmen von Schlangen in Bewegung) zeigt, daß die Rippen an der Innenseite durch die Kontraktion der Muskeln einander genähert und gleichzeitig nach caudal gezogen werden. An der Konvexität der Kurven dagegen werden die Rippen natürlicherweise gespreizt und kehren infolge Muskelerschlaffung in ihre Gleichgewichtsstellung zurück. Wie im Kapitel über Gelenkmechanismus auseinandergesetzt wurde, sind die Bewegungen im vertebrocostalen Scharniergelenk auf eine Ebene beschränkt, die von craniodorsal nach caudoventral abfällt. Daher werden die freien Rippenenden an der Konvexität nicht nur gespreizt, sondern auch vom Boden gehoben, an der Konkavität aber nach hinten und unten gepreßt.

Diese beiden Vorgänge: Anheben der Kurvenscheitel, außerdem Heben der Rippenenden an den Konvexitäten, erklären zur Genüge WIEDEMANN's Beobachtung, daß die Bauchschuppen nicht immer den Boden berühren. Das letztere ist nicht durch ein Koppeln des Schlängelns mit seiner „Schneckenbewegung" verursacht, wie er annimmt, ohne jedoch direkte Beobachtungen als Beweis zu führen. Der Unterschied ist der, daß beim Anheben des Kurvenscheitels die Wirbelsäule und damit der ganze Körperquerschnitt gehoben wird, nicht nur die Bauchdecke, wie in der „Schnecken-

bewegung". Im übrigen ist dies alles für die Mechanik des horizontalen Schlängelns von untergeordneter Bedeutung.

Wichtiger dafür ist die Mechanik des Wirbelrippengelenkes. Wären die Rippen frei beweglich, dann würde das Anpressen an ein seitliches Objekt den Erfolg haben, daß die angepreßten Rippen nachgeben und nach innen zu (in einer transversalen Ebene) ausweichen würden. Dadurch würde die Wirbelsäule einfach an den Widerstandspunkt herangebracht werden und ein Kraftverlust wäre die Folge. Da aber die Bewegungsebene der Rippe eine ganz bestimmte ist, wird der Wirbel, der mit der angepreßten Rippe artikuliert, nicht so sehr gegen den Widerstand als vielmehr in der Längsachse verschoben. Das ist das Resultat einer Biegung im Wirbelrippengelenk, wobei das freie Ende der Rippe das Punctum fixum, der Wirbel das Punctum mobile darstellt. So wird der drohende Kraftverlust in eine, wenn auch sehr geringfügige, Verschiebung in der Bewegungsrichtung des Einzelstückes umgewandelt.

2. Das Seitenwinden oder die rollende Ortsbewegung.

Wiedemann's Analyse dieser Bewegung ist unzureichend, sein Diagramm ist falsch. Ich kann mich darüber kurz fassen, da in meinen früheren Publikationen alles Wesentliche schon gesagt wurde. Da jedoch nicht allen deutschen Lesern mein Artikel, in: Americ. Natural., 1930, zugänglich sein dürfte, möchte ich nur den Hauptpunkt erwähnen: „Sidewinding" beruht auf dem Prinzip einer seitwärtsrollenden Spirale. Eine Drahtspirale von etwas mehr als zwei Umläufen hinterläßt genau dieselben merkwürdigen Spuren, wenn man sie auf einem sandigen Tisch seitwärts rollt, wie eine seitenwindende Schlange. (Die Spuren sind im Zool. Anz. genau beschrieben worden. Dort wurde auch das Eingraben von *Cerastes* beschrieben und abgebildet, das Wiedemann nun nochmals besprochen hat.)

Während aber Spirale und Schlange darin übereinstimmen, daß immer nur zwei Abschnitte gleichzeitig den Sand berühren und so Spuren zeichnen, während der Rest der Windungen in der Luft ist, müssen diese letzteren in der steifen Spirale sich völlig umdrehen und überschlagen; im Gegensatz dazu können die Windungen der biegsamen Schlange den Weg zwischen den zwei festliegenden Teilen sozusagen abschneiden, so daß die Schlange eine von oben nach unten abgeflachte Spirale darstellt. Im übrigen verweise ich den Leser auf die erwähnten Veröffentlichungen.

Wie man aus dem Diagramm (Fig. 13) sieht, besteht das Rollen eines einzelnen S-förmigen Abschnittes aus zwei Vorgängen: 1. aus einem Biegen des cranialen Endes der Windung, wodurch dieses vom Sand gehoben und nach vorn gebracht wird; 2. aus dem Strecken des caudalen Endes (welches in der Richtung der Ortsbewegung weiter nach vorn liegt), wodurch neue caudale Punkte in die Verlängerung der Spur gebracht und niedergesetzt werden. Der erste Vorgang würde den Abschnitt, der dem Sande aufliegt, verkürzen, der zweite ihn verlängern; wenn beide gleichzeitig und mit gleichmäßiger Geschwindigkeit vor sich gehen, bleibt der Abschnitt gleich lang, wird aber von immer neuen Punkten gebildet. Dann erhält man das vollkommene Bild des gleichmäßigen Rollens, wie es eine langsam bewegende *Cerastes* oder *Crotalus cerastes* zeigen. In einer schnell laufenden Schlange jedoch sind die beiden Vorgänge häufig nicht ganz synchronisch, sondern werden abwechselnd beschleunigt. Dies mag den Eindruck des Rollens etwas verwischen, aber das Prinzip bleibt dasselbe. Sehr lebhafte oder erregte Schlangen schleudern den Kopf und Hals so heftig nach vorn, daß die Bewegung einem Sprung gleicht; so scheinen sie sprungweise vorwärts zu kommen.

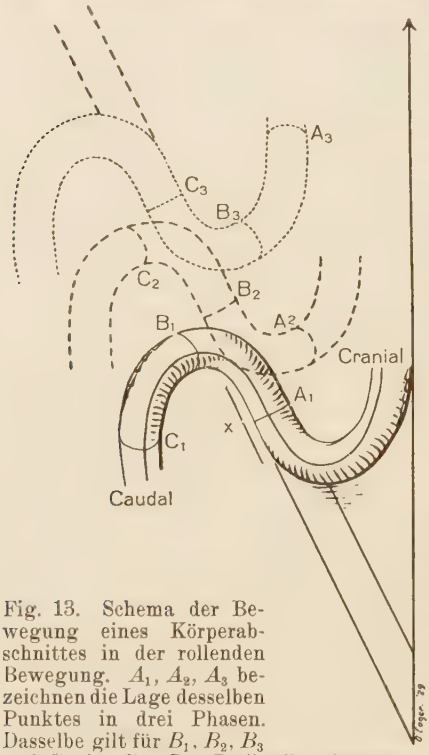

Fig. 13. Schema der Bewegung eines Körperabschnittes in der rollenden Bewegung. A_1, A_2, A_3 bezeichnen die Lage desselben Punktes in drei Phasen. Dasselbe gilt für B_1, B_2, B_3 und C_1, C_2, C_3. Der Pfeil gibt die Bewegungsrichtung der ganzen Schlange an. X ist der Abschnitt, der dem Boden aufliegt. Die Spur ist ausgezogen, die punktierten Linien zeigen die Fortsetzung der Spur an (MOSAUER, in: Amer. Natural.).

Viele Beobachtungen weisen darauf hin, daß fast alle Schlangen gelegentlich das Prinzip des Seitenwindens anwenden, besonders auf glattem Boden. Aber in den meisten Fällen fehlt die schöne Koordination der 2 Segmente, die gleichzeitig und parallel rollen. Solche Schlangen begnügen sich mit dem Rollen eines Abschnittes; ein Teil des Körpers wird so nach vorn gezogen, daß der festliegende

Teil mit dem caudalen Ende schief nach vorn zu liegt; dann wird der craniale Teil (der den hinteren Scheitel formt) nach vorn abgerollt. Da diese Bewegung nicht die systematische Ordnung und das typische Aussehen des Seitenwindens zeigt, wurde sie nicht als solches erkannt, aber es ist doch prinzipiell dieselbe rollende Bewegung. Sie konnte in einer großen Zahl nordamerikanischer Schlangen, Nattern wie Lochottern, beobachtet werden. Die letzteren zeigen häufiger als die ersten ein relativ typisches Seitenwinden. Äußerst überraschend jedoch erscheint die Tatsache, daß eine Wasserschlange (*Natrix rhombifera*) eines vollkommenen, wohlkoordinierten Seitenwindens fähig ist. Alle Exemplare unter Beobachtung rollten auf dem glatten Fußboden unter deutlichem Heben der Kurven-

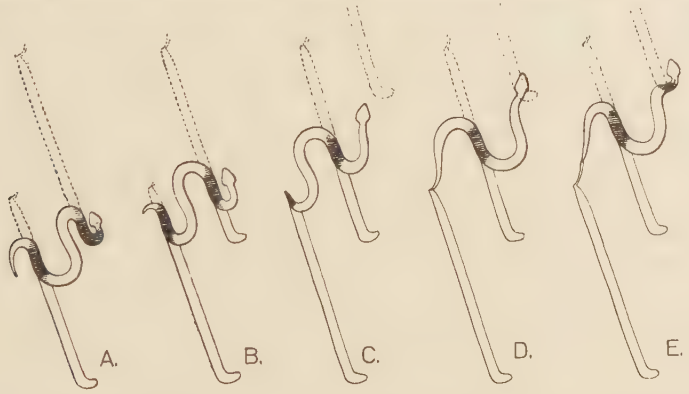

Fig. 14. Schema der Bewegung einer „seitenwindenden" Schlange in aufeinanderfolgenden Phasen. Nur die schraffierten Teile liegen dem Sande auf (Mosauer u. Wallis, in: Zool. Anz., 1928).

scheitel und mit großer Geschwindigkeit dahin. Im vorher beschriebenen Miniaturwald zeigten sie, daß sie auch normal schlängeln konnten; trotzdem schien Seitenwinden ihre natürlichste, ursprüngliche Fortbewegungsweise. Eine Erklärung dafür ist mir nicht bekannt; Berichte über die Lebensweise dieser Art deuten in nichts darauf hin, daß die Bodenbeschaffenheit ihres Fundortes mit dem losen Wüstensand irgend etwas gemein hatte.

3. Die Raupenbewegung.

Bei dieser Methode spielt die Hautdecke jene entscheidende Rolle, die ihr früher für die Schlangenbewegung im allgemeinen zugeschrieben wurde. Die Bewegung beruht im Prinzip auf einem Vorwärtsziehen der Haut am Körper und einem darauffolgenden

Nachziehen des Körpers innerhalb des Hautschlauches, der inzwischen am Boden Widerstand gefunden hat. Bei der ersten Phase wird ein Stück Haut so gestreckt, daß die Seitenschuppen und Bauchschienen in der Längsachse auseinandergezogen werden, wobei aber die letzteren flach übereinander liegen bleiben. Die Ausdehnung der Haut ist auf der Ventralseite und an den unteren Seitenschuppenreihen am stärksten, was durch die äußerst lockere Verbindung zwischen Haut und oberflächlicher Rumpfmuskulatur ermöglicht wird. Nahe der Rückenmitte, wo die Haut durch zähes Bindegewebe befestigt ist, wird sie gar nicht verschoben. In der zweiten Phase wird nun dieses gedehnte Stück Haut kontrahiert und der Körper nachgezogen. Dabei werden die Schuppen und Bauchschienen einander in der Längsrichtung genähert, aber gespreizt, so daß die freien Ränder der letzteren sich an den Unebenheiten des Bodens verankern. Dieses Spiel wiederholt sich, indem es vom Kopf- zum Schwanzende der Schlange abläuft, nicht umgekehrt, wie Wiedemann angibt. Man kann diese Bewegung vorzüglich an den großen *Crotalus atrox* beobachten, aber auch an *Crotalus cerastes*, selbst an ganz jungen Exemplaren. Dies widerlegt Wiedemann's Behauptung, daß nur große und schwere Tiere diese Bewegungsform anwenden können, „während die kleineren Verwandten, sowie die Jungtiere sich anderer Bewegungsprinzipien bedienen müssen". Ein „Sidewinder" (*C. cerastes*) von ca. 18 cm Länge zeigt die beschriebene Bewegung besonders schön. Die „Schneckenbewegung" sensu strictiori Wiedemann's habe ich nie beobachten können — allerdings stehen mir keine echten Vipern, sondern nur Crotalinae zur Verfügung.

4. Der „Regenwurmtypus" (Wiedemann).

Der Name, den Wiedemann dieser Bewegung gegeben hat, ist vielleicht etwas irreführend; besteht doch die typische Bewegung des Regenwurms in abwechselnder Verkürzung und Verlängerung des Körpers durch Kontraktion der Längs- und Ringmuskulatur. Es wäre daher vielleicht besser, diese Bezeichnung aufzugeben; ich glaube nicht, daß die Bewegungsart einen speziellen Namen verdient, da sie so einfach und selbstverständlich ist und von vielen Autoren, wie schon Richard Owen, beschrieben wurde. Man könnte sie einfach „Bewegung durch abwechselndes Biegen und Strecken" nennen. Ihre Verbreitung und die Häufigkeit ihrer Anwendung

ist geringer als Wiedemann annimmt; die meisten Fälle anscheinenden „Regenwurmtypus“ lassen sich als sehr langsames Schlängeln oder als unkoordiniertes Seitenwinden analysieren.

5. Vergleich der mechanischen Vorteile der verschiedenen Bewegungsarten.

Es ist hochinteressant, wie verschieden die Haupttypen der Schlangenbewegung in ihren mechanischen Prinzipien sind und wie vollkommen jede doch ihren Zweck erfüllt.

Die horizontale Wellenbewegung ist sicherlich von großer mechanischer Vollendung. Der vorwärts treibende Effekt wird von einer Reihe von gleichzeitig arbeitenden Körperabschnitten erzeugt und so gut wie ohne Verlust auf die ganze Körperlänge übertragen, wobei die Mechanik der Wirbelsäule von Bedeutung ist. So gleitet die Schlange als Ganzes dahin und kommt bei schneller Fortbewegung so in Schwung, daß sie ohne besondere Kraftanstrengung ihre Geschwindigkeit beibehalten kann. Außerdem wird der rein physikalische Effekt der transversalen Oszillation, der im Kräfteparallelogramm dargestellt wurde, durch die eigentümliche Mechanik der Rippengelenke unterstützt, die einen Kräfteverlust vermeidet.

Auf feinem Sand jedoch ist die horizontale Wellenbewegung in einem gewissen Nachteil, da die Kräfte, die die Ortsbewegung erzeugen, auf die Umgebung wirken und feste Stützpunkte brauchen, um die Reaktionen zu gewährleisten. Dieser Nachteil wird vom „Seitenwinden“ vermieden. Hier wirken die Kräfte der Bewegung am und im Körper der Schlange selbst, durch Änderung der Form und Lage ihrer Biegungen. Daher besteht die ganze Arbeit der Ortsbewegung im Biegen, Niedersetzen und Heben der Körperabschnitte im Rollen. Keine Kräfte wirken auf den Grund und kein Widerstand oder Reaktion ist notwendig, außer dem Widerstand gegen das Gewicht der Schlange, das auf dem Boden lastet. Darin liegt der große Vorteil des „Rollens“ im Sande. Man kann dies sehr gut aus dem Vergleich der Sandspuren einer schlängelnden und einer seitwärtsrollenden Schlange sehen. Die erstere Spur wird von Sandwällen begleitet, den Zeichen des Seitendruckes, den die Schlange ausübt. Die Spur einer rollenden Schlange jedoch besteht nur aus den seichten Eindrücken des Körpers im Sand, welche zeigen, wo jeder Punkt der Schlange geruht hat.

D. Kritische Bemerkungen zu WIEDEMANN's „Bewegungsgruppen".

Dieses Kapitel und die darauffolgende „Biologische Auswertung" stellen den wertvollsten Teil von WIEDEMANN's Arbeit dar. Seine Beobachtungen darin sind von größtem Interesse für die Biologie der Schlangen. Ich möchte nur die Annahme richtigstellen, daß seine Gruppe „Kriechschlangen" des Schlängelns auf festem Lande nicht fähig sei. Mehrere mächtige *Crotalus atrox*, die ich eben in der Colorado-Wüste gesammelt habe, verwenden die horizontale Wellenbewegung ganz allgemein zur schnellen Fortbewegung. Aber auch beim „Umherstrolchen" auf der nächtlichen Futtersuche wird das Schlängeln in Kombination mit der Raupenbewegung angewendet, wie man aus den typischen Spuren im feinen Sande deutlich sehen kann. Vor drei Tagen fing ich ein prächtiges Exemplar, nachdem ich die Spur über einen halben Kilometer, durch 34 Büsche und Sandhügel verfolgt hatte. Diese Spuren geben wertvolle Aufschlüsse über den Bewegungstypus, wie ich schon 1928 gezeigt habe. Nicht nur *Crotalus atrox*, auch andere Klapperschlangenarten, wie *Crotalus confluentus* usw. schlängeln mindestens ebensogut wie z. B. die plumpe Hakennatter (*Heterodon*).

Bemerkungen zu WIEDEMANN's „Zusammenfassung".

Wie schon einmal gesagt, leidet WIEDEMANN's Klassifikation der Bewegungsmöglichkeiten unter der mangelnden Unterscheidung des Wichtigen und des Nebensächlichen, einem Mangel der Analyse. So wird z. B. das „Schneckenprinzip" als das wichtigste Bewegungsprinzip der Schlangen und Schleichen bezeichnet, während in Wirklichkeit alle schnellen Schlangen es fast niemals anwenden. Die großen Vipern und Boiden verwenden das Vor- und Zurückziehen der Haut, so daß für das Schneckenprinzip nicht viel übrigbleibt. Übrigens führt WIEDEMANN ein paar Zeilen weiter das Regenwurmprinzip als wichtigstes Prinzip der kurzen dicken Schlangen an.

„Die Benützung fester Punkte zum Abstoßen" verdient keine eigene Rubrik. Entweder wird der Teil des Körpers vor dem Stützpunkt gestreckt, ohne daß der Körper als Ganzes an dem Punkt vorbeigleitet, d. h. der Teil, welcher den Widerstand berührt, bleibt in Ruhe, dann haben wir es einfach mit Bewegung durch Biegen und Strecken („Regenwurmprinzip" WIEDEMANN's) zu tun. Oder die Schlange als Ganzes gleitet an dem Stützpunkt vorbei, wobei alle Teile des Körpers gleichzeitig in Bewegung sind; dann ist es

Schlängeln unter Benutzung eines Hauptstützpunktes, für das die mechanischen Verhältnisse oben erläutert wurden.

Wie oben auseinandergesetzt, stellt Wiedemann's „Schlängeln auf dem Lande (ohne Seitenwiderstand)" einen absolut konstruierten, unnatürlichen Fall vor, wodurch sich diese Rubrik von selbst erledigt. Dasselbe gilt auch für das „Balancieren über Drähte und Zweige". Keinesfalls ist das letztere etwa dem Schlängeln, dem Seitenwinden oder der Raupenbewegung an die Seite und gleichzustellen, da es einfach eine spezielle Anwendung allgemeiner Prinzipien ist. Dasselbe gilt für das „seitliche Anpressen in engen Gängen", das nichts als eine Kombination von abwechselndem Biegen und Strecken plus Raupenbewegung ist. Wie Wiedemann selbst sagt, dient diese Kombination auch dem Klettern von *Coluber*, wobei das „Einpressen der Bauchkanten" nur eine hilfreiche Nebenerscheinung ist, die sicher nicht verdient, mit dem Seitenwinden, dem Schlängeln und der Raupenbewegung auf eine Stufe gestellt zu werden.

E. Zusammenfassung.

1. Die Mechanik der Schlangenwirbelsäule wurde an Gelenkpräparaten und mit Röntgenphotographien untersucht und eine beträchtliche Bewegungsmöglichkeit nicht nur in der Frontalebene, sondern auch in der Sagittalebene festgestellt und zahlenmäßig belegt.

2. Das Wirbelrippengelenk wurde in seiner Anatomie und Mechanik untersucht. Die Gelenkflächen sind von komplizierter Gestalt und beschränken die Bewegungsmöglichkeiten auf eine Ebene, so daß die freien Enden der Rippen von craniodorsal nach caudoventral und umgekehrt bewegt werden können. Die Ligamenta vertebrocostalia dienen als Kollateralligamente dieses Scharniergelenkes.

3. Die Rumpfmuskulatur von Vertretern von über 50 Gattungen der Boidae, Typhlopidae, Ilysiidae, Xenopeltidae, Colubridae und Viperidae wurde eingehend untersucht. Verschiedenheiten von großem systematischem und phylogenetischem Interesse konnten festgestellt werden — diese Resultate sowie eine genaue Beschreibung der Muskulatur werden anderseitig veröffentlicht. Hier werden nur die wichtigsten allgemeinen Tatsachen erwähnt. Alle Muskeln lassen sich noch vollkommen in Einzelsegmente sondern, die ungeheuerlich verlängert sind. In den Nattern werden mehrere Muskeln der Sacrospinalis-

gruppe zu Ketten aneinandergehängt, die manchmal über mehr als 30 Wirbel hinweggehen. Dadurch wird die gleichmäßige Biegung langer Wirbelsäulenabschnitte ermöglicht.

4. Es werden 4 Haupttypen der Schlangenbewegung unterschieden:

a) Die horizontale Wellenbewegung (Schlängeln). Diese Bewegung wird durch das Ablaufen einer transversalen Wellenbewegung vom Kopf zum Schwanz der Schlange hervorgebracht. Im Gegensatz zu WIEDEMANN's Erklärung wird bewiesen, daß unter natürlichen Bedingungen die Schlange immer genügend, wenn auch kleine, seitliche Widerstände findet, um jedes „Verrutschen" der Wellen zu verhindern. Daher gleitet die Schlange als Ganzes an diesen Widerständen vorbei, wobei jeder Punkt der Körperlänge getreulich dem Pfad des Kopfes und Halses folgt. WIEDEMANN's physikalische Analyse wird daher als die eines konstruierten, unnatürlichen Falles zurückgewiesen und eine andere an ihre Stelle gesetzt, die durch Experiment, Beobachtung von Sandspuren usw. bewiesen wird. Die Hauptkräfte bei der Schlängelung wirken an den Punkten in der Mitte zwischen zwei Kurvenscheiteln und diese Punkte werden beim Anpressen an isolierte Widerstände verwendet. WIEDEMANN's Annahme des Koppelns von Schneckenbewegung und Schlängeln wird zurückgewiesen.

b) Das Seitenwinden oder die rollende Ortsbewegung. Es wird auf frühere Publikationen des Autors verwiesen, in denen dieser Typus als analog dem Seitwärtsrollen einer Spirale dargestellt wird. Wie bei der letzteren sind immer nur zwei Abschnitte des Körpers in Berührung mit dem Boden und zeichnen gleichzeitig zwei unzusammenhängende, gerade, schief zur Bewegungsrichtung stehende Spuren. Es wird gezeigt, daß die rollende Bewegung, wenn auch nicht wohlkoordiniert, bei fast allen Schlangen vorkommt, während nicht nur *Cerastes* und *Crotalus cerastes*, sondern merkwürdigerweise auch eine *Natrix*-Art schönes wohlkoordiniertes Seitenwinden vollführen.

c) Die Raupenbewegung, von WIEDEMANN als BUFFA's Typ bezeichnet, besteht in einem Vorziehen der Haut und einem darauffolgenden Nachziehen des Körpers innerhalb des Hautschlauches. Die Wellen dieser Bewegung laufen von cranial nach caudal, nicht umgekehrt, wie WIEDEMANN annimmt. Auch ganz junge Exemplare

der kleinen gehörnten Klapperschlange (*Crotalus cerastes*) zeigen diese Bewegung sehr schön, so daß Wiedemann's Angabe widerlegt ist, daß nur große, schwere Tiere sie anwenden können.

d) Der „Regenwurmtypus" Wiedemann's wird als „Bewegung durch abwechselndes Biegen und Strecken" bezeichnet, da Wiedemann's Name irreführend ist. Die Bedeutung dieses Typus wird bezweifelt.

5. Verschiedene Irrtümer Wiedemann's werden korrigiert — unter anderem wird gezeigt, daß auch Viperiden oder seine Gruppe „Kriechschlangen" des Schlängelns sehr wohl fähig sind.

6. Die mechanischen Vorteile der verschiedenen Bewegungstypen werden erörtert: Der Hauptvorteil der rollenden Bewegung besteht darin, daß kein Seitenwiderstand des Substratums nötig ist, sondern nur Widerstand gegen das vertikal drückende Gewicht des Körpers. Während bei der Schlängelung die Kräfte auf die Umgebung wirken und Reaktion verlangen, wirken beim Seitenwinden die Kräfte am Schlangenkörper selbst.

Ich möchte auch an dieser Stelle Herrn Prof. G. Carl Huber, meinem Chef an der Universität von Michigan, meinen herzlichsten Dank aussprechen.

Literaturverzeichnis.

Baur, G., 1894, Über Rippen und ähnliche Gebilde, in: Anat. Anz., Vol. 9.

Buffa, P., 1904, Ricerche sulla muscolatura cutanea dei serpenti e considerazioni sulla locomozione di questi animali, Padova.

Byerly, T. C., 1925, The myology of Sphenodon punctatus, in: Univ. Iowa Studies, Vol. 11, p. 6.

Coe and Kunkel, 1906, Studies on the anatomy of the Californian limbless lizard Aniella, in: Trans. Conn. Acad. Arts and Sc., Vol. 12.

Cowles, R. B., 1920, A list and some notes on the lizards and snakes represented in the Pomona College museum, in: Journ. entomol. and Zool., Pomona Coll., Vol. 12, No. 3.

Cuvier, G., 1836, Leçons d'Anatomie comparée, 2. éd. Bruxelles.

d'Alton, E., 1834, Beschreibung des Muskelsystems eines Python bivittatus, in: Arch. Anat., Physiol. etc. (Müller's Arch.), Berlin.

Ditmars, R. L., 1908, The Reptile Book.

—, 1910, Reptiles of the World.

—, 1932, Snakes of the World.

Duméril, A. M. C. et Bibron, G., 1844, Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, Vol. 6, Paris.

Fischer, Spezielle Bewegungslehre, in: Tigerstedt's Handb. physiol. Methodik.

Fokker, A. D., 1927, De Voortbeweging der Slangen, Physica, in: Nederl. Tijdschr. Nat., No. 3.

—, 1927, Slangen en Viishen, een Antwoord, ibid.

GADOW, H., 1882, Untersuchungen über die Bauchmuskeln der Krokodile, Eidechsen und Schildkröten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 7.

GEGENBAUR, C., 1862, Vergleichende Anatomie der Wirbelsäule bei Reptilien und Amphibien, Leipzig.

HAUGHTON, S., 1866, On the musculatur anatomy of the crocodile, in: Proc. Roy. Irish Acad. Dublin, Vol. 9.

—, 1868, On the muscular anatomy of the alligator, in: Ann. Mag. Nat. Hist. London, Ser. 4, Vol. 1.

HESSE, R., 1910, Der Tierkörper als selbständiger Organismus, in: HESSE, R. u. DOFLEIN, F., Tierbau und Tierleben, Vol. 1, Leipzig u. Berlin.

HEUSINGER, C. F., 1833, Untersuchungen über die Extremitäten der Ophidier, nebst Bemerkungen über die Extremitäten-Entwickelung im allgemeinen, in: Ztschr. organ. Physik, Vol. 3, Eisenach.

HOFFMANN, C. K., 1890, Reptilien, in: BRONN's Klass. Ordn. Thierreich., Vol. 6, Part 3, Leipzig.

HOME, E., 1812, Observations intended to show that the progressive motion of snakes is partly performed by means of the ribs, in: Philos. Transact. Roy. Soc. London.

HUEBNER, F. L., 1815, De organis motoriis Boae caninae, Berlin.

HUTCHINSON, H. F., 1879, About Snakes. "How do snakes progress?", in: Nature, Vol. 20.

HUXLEY, T. H., 1871, A manual of the anatomy of vertebrated animals, London.

Isidorus Hispalensis Episcopus (VII° secolo d. c.) 1493, in: Etymologiarum lib. XX. Edizione in data di Venetiis (quoted from BUFFA, 1904).

JONES, R., 1874—1849, TODD's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology, Vol. 4.

KLAUBER, L. M., 1927, Some observations of the rattlesnakes of the extreme Southwest, in: Bull. Antivenin Inst. Amer., Vol. 1, No. 1.

DE LA CÉPÈDE, B. G., 1789, Histoire naturelle des serpents, 2. ed. 1845, Paris.

LENZ, H., 1852, Schlangenkunde, Gotha.

MAREY, E. I., 1893, Le mouvement, Paris.

MCKAY, W. I., 1889, The osteology und myology of the death adder (Acanthophis antarctica), in: Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. 4, Sydney.

MAURER, F., 1896, Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschrift zum siebenzigsten Geburtstage von CARL GEGENBAUR, Leipzig.

MECKEL, I. F., 1826, System der vergleichenden Anatomie, Vol. 3, Halle.

MIVART, S. G., 1867, Notes on the myology of Iguana tuberculata, in: Proc. Zool. Loc. London.

—, 1870, On the myology of Chamaeleon parsoni, ibid.

MOSAUER, W., 1927, Über das Frei- und Gefangenschaftsleben einiger nordafrikanischer Reptilien: Cerastes vipera, in: Wochenschr. Aquar- u. Terrarkde.

MOSAUER, W. and WALLIS, K., 1928, Beiträge zur Kenntnis der Reptilien-Fauna von Tunesien. I. Über die Sandspuren einiger Kleintiere der Sahara und ihre Deutung aus dem Bewegungsmechanismus, in: Zool. Anz., Vol. 79.

—, 1930, A note on the sidewinding locomotion of snakes, in: Amer. Natural., Vol. 64.

—, 1932, Rolling snakes, in: Nat. Mag., Vol. 19, No. 2.

NISHI, S., 1916, Zur vergleichenden Anatomie der eigentlichen (genuinen) Rückenmuskeln, in: Morphol. Jahrb., Vol. 50, 2, Leipzig.

NOWIKOFF, M., 1930, Das Prinzip der Analogie und die vergleichende Anatomie, Jena.

OWEN, R., 1866, On the anatomy of vertebrates, London.

PETTIGREW, T. B., 1875, Die Ortsbewegung der Tiere, Leipzig.

Poormann, A. P., 1917, Applied Mechanics, New York.

de Rochebrune, A. T., 1881, Memoire sus les vertèbres des ophidiens, in: Journ. anat. et physiol., Vol. 17, Paris.

Sanders, A., 1870, Notes on the myology of Platydactylus japonicus, in: Proc. Zool. Soc. London.

—, 1872, Notes on the myology of Liolepis Belli, ibid.

—, 1874, Notes on the myology of Phrynosoma coronatum, ibid.

Schlegel, H., 1837, Essai sur la physiognomie des serpens, La Haye.

—, 1843, English ed. translated by T. S. Traill, Edinburgh.

Schöne, G.. 1903, Vergleichende Untersuchungen über die Befestigung der Rippen an der Wirbelsäule etc., in: Morphol. Jahrb., Vol. 31, Leipzig.

Siebold u. Stannius, 1856, Handbuch der Zootomie, II. Die Wirbelthiere, von H. Stannius, Berlin.

Smalian, C., 1885, Beiträge zur Anatomie der Amphisbaeniden, in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 61, Leipzig.

Stradling, A., 1882, On the movements of snakes in flight, in: Nature.

Troxell, E. L., 1925, Mechanics of the Crocodile Vertebrae, in: Bull. Geol. Soc. Amer., New York.

Tyson, E., 1682—1683, On the anatomy of the rattlesnake (vipera caudisona), in: Philos. Transact. Roy. Soc. London, No. 144.

Von Leeuwen, H. T., 1927, De Voortbeweging der Slangen, in: Physica, Nederl. Tijdschr. vor Nat.

—, 1927, Nogeens De Voortbeweging der Slangen, ibid.

Virchow, H., 1914, Mechanik der Wirbelsäule des Varanus varius, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., Leipzig.

Wall, F., 1907, Peculiar progression of a Cobra, in: Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., Vol. 18.

—, 1926, Snakes Collected in Burma, ibid., Vol. 31.

Wiedemann, E., 1932, Zur Ortsbewegung der Schlangen und Schleichen, in: Zool. Jahrb., Vol. 50, No. 4.

Verlag von Gustav Fischer in Jena *Neue Veröffentlichung*

Das Weltbild der Erdgeschichte

Von

Prof. Dr. L. Kober
Wien

Mit 17 Abbildungen und 1 geolog. Karte

VIII, 160 S. gr. 8° 1932 Rmk 6.50, geb. 8.—

Inhalt: 1. **Vom Sinn der Evolution.** / 2. **Die materielle Evolution:** Allgemeines. Die Eogea. Die Archäogea. Die Paläogea. Die Mesogea und die Känogea. Die Erde der Gegenwart. Das Problem der Ozeane. Der Bau der Erde. / 3. **Die animale Evolution:** Die fossilen Lebensräume. Das ältere Leben. Das jüngere Leben. / 4. **Die Evolution des Geistes:** Allgemeines. Die Menschwerdung. Die ältere Menschheit. (Protolithikum. Miolithikum. Neolithikum. Die mixoneolithischen Kulturen.) Die jüngere Menschheit. Die erdgeschichtliche Forschung. Vom Werden der Religion. Uebersicht; allgemeine Erkenntnisse. / 5. **Das Weltbild der Erdgeschichte:** Evolution. Philosophie der Erde. Der Humanismus.

Die tragende Idee dieses Buches ist, all das, was in den fünf Kapitelüberschriften angedeutet ist, geologisch zu sehen, zu zeigen, daß überall das gleiche Geschehen ist, das gleiche große Gesetz.

Die Darstellung ist frei, kurz, bündig, jedoch nicht populär. Jeder Gebildete kann das gut ausgestattete Buch lesen und verstehen.

Vorwort:

Das „Weltbild der Erdgeschichte" ist auf den großen allgemeinen Tatsachen der Geschichte der Erde und des Lebens aufgebaut. Es fußt auf der Erkenntnis, daß alles Werden in uns und um uns in langer Evolution entstanden, geologisches Geschehen und eine Einheit ist.

„Weltbild der Erdgeschichte" — geologisches Geschehen, das von den ersten Anfängen auf die Gegenwart führt, das wir in den großen Linien erkennen. Auf die materielle Evolution folgt die animale. Aus dieser geht die Entwicklung des Menschen und seines Geistes hervor. Was früher getrennt war, wird im Menschen Einheit und steigt im menschlichen Geiste zu den höchsten Stufen der Entwicklung.

So wird Evolution Synthese, wie auch der Mensch und diese Arbeit hier Synthese ist des Geistes der Evolution, Synthese des Sinnes unseres Seins, alles Seins.

Sinn, geologische Aufgabe unserer Zeit ist: sie soll Mittlerin zwischen der Vergangenheit und der Gegenwart sein, sie soll Altes und Neues organisch verbinden, sie soll bewußt den Weg der Evolution in die Zukunft gehen. Dadurch unterscheidet sich unsere Generation grundsätzlich von der Vergangenheit. Neues soll werden, ein freies, großes, die Gegenwart überragendes Menschentum, das auf den Grundprinzipien der Evolution aufbaut: auf Freiheit, Wahrheit und Gerechtigkeit. Wir stehen heute dort, wo Schicksal Glaube ist, wo Erkenntnis Tat und Erfüllung werden kann, wo Ende und Anfang in allgemeiner Evolution zu neuem Leben im Reiche des Geistes verfließen.

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

ZWEITE AUFLAGE

Herausgegeben von

R. Dittler, Physiologie
G. Joos, Physik
E. Korschelt, Zoologie
G. Linck, Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns, Botanik
K. Schaum, Chemie

Zehn Bände

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Das Handwörterbuch der Naturwissenschaften war in seiner ersten Auflage nach dem Urteil der Presse „eine der großartigsten Unternehmungen auf dem Gebiete der Bibliographie, der Ausdruck einer lückenlosen Wiedergabe der heute geltenden naturwissenschaftlichen Tatsachen und Erfahrungen", „eines der glänzendsten, inhaltreichsten und für das wissenschaftliche Leben bedeutungsvollsten Werke der deutschen Gelehrtenwelt."

Das „Handwörterbuch der Naturwissenschaften" ist bestimmt für den Naturforscher, für den Lehrer, Studierenden, für den Arzt und Apotheker, für den Techniker und Ingenieur, für Laboratorien, Versuchsanstalten, Bibliotheken, Lesehallen, naturwissenschaftliche Vereine und für jeden Gebildeten, der nach wissenschaftlicher Belehrung im Bereich der Naturwissenschaften sucht.

Die Beiträge sind mit dem Namen des Verfassers unterzeichnet und mit einer großen Anzahl instruktiver Abbildungen ausgestattet; eine kurze Inhaltsübersicht am Anfange jedes Artikels erleichtert das Auffinden bestimmter Fragen und am Schluß wird die Literatur angegeben, mit deren Hilfe auch ein Eindringen in die Spezialprobleme möglich ist. Im Alphabet eingereiht sind ferner Biographien, die bei aller Kürze doch einen genügenden Ueberblick über Leben und Wirken bedeutender Forscher geben. Ein sehr ausführliches und gründlich durchgearbeitetes Sachregister wird ausgiebigste Benutzung und müheloses Auffinden sämtlicher Stellen ermöglichen, in denen ein Gegenstand behandelt oder erwähnt wird.

Die Ausgabe der zweiten Auflage erfolgt in Lieferungen und in Bänden. Die Zahl der Lieferungen wird etwa 95 betragen. Der Preis für jede Lieferung im Umfang von etwa je 128 Seiten (= 8 Bogen) ist Rmk 6.—. Die Anzahl der Bände ist wieder auf 10 festgesetzt. Lieferungen und Bände werden nicht einzeln abgegeben.

Bis November 1932 wurde ausgegeben:

Lieferung 1—33 (= Bd. I, VI und VII vollständig, Bd. II, S. 1—768 und Bd. III, S. 1—128.)

Band I. **Abbau — Blut.** X, 1078 S. 1931 Rmk 48.—, in Halbleder geb. 56.—

Band VI. **Lacaze-Duthiers — Morison.** VIII, 1134 S. 1932 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Band VII. **Morphologie — Poisson.** VIII, 1140 S. 1932 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Ausführlicher Prospekt mit systematischer Inhaltsübersicht kostenfrei.